

- ROBINSON, H. C.; THOMAS, O. (1917): A new Mink-like *Mustela* from Java. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8), 20, 261—262.
- SODY, H. J. V. (1949): Notes on some Primates, Carnivora, and the *Babirusa* from the Indo-Malayan and Indo-Australian regions (with descriptions of 10 new species and subspecies). *Treubia* 20, 121—190.
- SOEST, R. W. M. VAN; LAND, J. VAN DER; BREE, P. J. H. VAN (1972): *Skrjabingylus nasicola* (Nematoda) in skulls of *Mustela erminea* and *Mustela nivalis* (Mammalia) from the Netherlands. *Beaufortia* 20, 85—97.
- STROGANOV, S. U. (1969): Carnivorous mammals of Siberia. Jerusalem. I—X, 1—522.
- THOMAS, O. (1892): On the Mammalia collected by Signor Leonardo Fea in Burma and Tenasserim. *Ann. Mus. Civico Storia nat., Genova* (2), 10, 913—949, pls X, XI.

*Authors' addresses:* Dr. P. J. H. VAN BREE, Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), 36 Plantage Kerklaan, NL-1018 CZ Amsterdam, the Netherlands; BOEADI M. Sc., Museum Zoologicum Bogoriense, Jalan Ir. Juanda 3, Bogor, Indonesia

## Beobachtungen und Experimente zum Futterlernverhalten des Rehs (*Capreolus capreolus*)

VON HELEN MÜRI

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Zürich*

*Eingang des Ms. 4. 8. 1977*

### Abstract

*Observations and experiments on learning processes in foodchoice of roe-deer  
(Capreolus capreolus)*

Studied individual and social learning processes in foodchoice of roe-deer living in an enclosure. Altogether there were eight fawns (3 ♀♀, 5 ♂♂) and six adult animals (4 ♀♀, 2 ♂♂) involved in the experiments. After learning to eat a certain foodtype with particular form-smell-combination three pairs of fawns, one adult female and a control-group of two adult pairs were tested in a 4-way-choice-experiment: they were confronted with the habitual type as well as three new types differing from the latter in form and/or smell. Results indicate, that animals learn to eat different foodtypes successively. The new types are usually accepted in the following order: smell known/form unknown, smell and form unknown, from known/smell unknown. Before eating a new type different kinds of examination follow each other in a fixed sequence. When animals were grouped in pairs the partners behaved differently: only one animal learned to eat unknown foodtypes. The hypothesis, that this might be role-differentiation was supported by a pilot-experiment, which showed that role-changes are possible. The results are considered to be part of a complex system offering a maximum of new food-resources while minimizing the hasard of intoxication.

## Einleitung

Das Reh verbeißt nach KLÖTZLI (1965) im Schweizer Mittelland rund 70 % aller vorkommenden Pflanzenarten. Dabei werden bestimmte Arten in verschiedenen Gebieten unterschiedlich stark angenommen. Diese Unterschiede treten zum Teil auch beim Vergleich pflanzensoziologisch und klimatisch ähnlicher Gebiete auf (KLÖTZLI 1965; VOSER und NIEVERGELT 1975). Es besteht die Möglichkeit, daß Lernprozesse und Tradition zu populationsspezifischen oder individuellen Präferenzen führen. Vorgänge dieser Art, insbesondere die Frage, ob Lernprozesse im Futterwahlverhalten der Rehe möglich sind, wie sie vor sich gehen, und welche Bedeutung dabei dem Geruch und der Form des Futters zukommen, wurden in einem Freigehege, teilweise experimentell, untersucht.

## Versuchstiere und Versuchsgehege

Als Versuchstiere standen mir in erster Linie sieben  $1/2$ - bis  $3/4$ jährige Rehkitze zur Verfügung (Tab. 1). In einzelnen Versuchen setzte ich außerdem ein weiteres ♂ Rehkitz sowie sechs Adulttiere, 4 ♀♀ und 2 ♂♂, ein.

Im Gehege unserer Abteilung wird versucht, die Tiere in möglichst naturnaher Umgebung zu halten. Unsere Rehe sind von der angrenzenden Wildbahn nur durch einen zwei Meter hohen Gitterzaun getrennt; durch diesen haben sie regelmäßig Kontakt zu freilebenden Artgenossen und anderen Tieren. Wie Abb. 1 zeigt, entspricht auch die Gliederung des Geheges mit felsigen, hügeligen und flachen, sowie bewaldeten und offenen Teilen den Verhältnissen in der Umgebung. Es gibt weder Ställe noch künstliche Unterstände im Gehege. In dreifacher Hinsicht unterscheidet sich allerdings das Leben unserer Rehe von jenem ihrer freilebenden Artgenossen: Erstens haben sie regelmäßig Kontakt zu bestimmten Menschen. Zweitens ist die Populationsdichte mit etwa 15 Rehen auf ca. zwei Hektaren Gehegefläche sehr groß; daher reicht — dies sei als dritter Unterschied erwähnt — die natürlich vorhandene Asung nicht aus: Es wird täglich Kraft- und Saftfutter zugegeben.

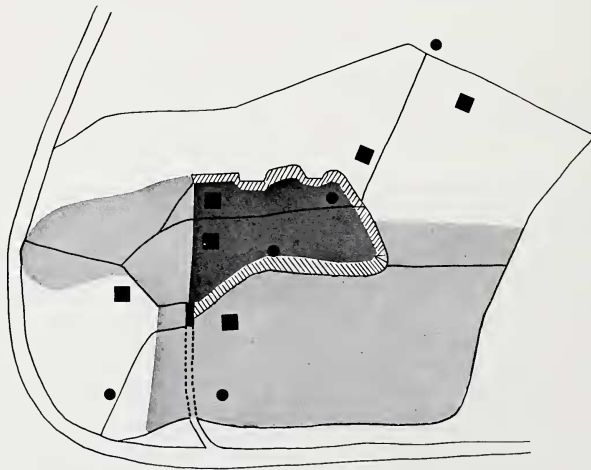


Abb. 1. Das Versuchsgehege mit den verschiedenen natürlichen und künstlichen Unterteilungen. Weiß = hoch gelegenes offenes Gebiet; hellgrau = hügeliges bewaldetes Gebiet; dunkelgrau = tief gelegenes offenes Gebiet; schwarz = Werkstatt mit Materiallager; schraffiert = Fels; schwarze Quadrate = Experimentierplätze; schwarze Kreisflächen = Beobachtungspunkte

Tabelle 1

Aufzuchtart, Verwandtschaft und Eigenheiten der einzelnen Tiere

Tier	Alter (Dez. 74)	Aufzucht	Verwandtschaft	bes. Soz. Beziehung zu 2	Nahkontakt zu Mensch seit	Scheuheitsgrad, Eigenschaften
Kreti ♀	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74	Adoptiv- <sup>1</sup> Geschwister } Geschwister }	Kö, Ju, De Kr, Ju, De, Ku Kr, Kö, De, Ku Kr, Kö, Ju, Ku	2- bis 3wöchig ca. 1wöchig ca. 2wöchig ca. 2wöchig	fast handzahn, sehr ruhig fast handzahn, sehr ruhig Fluchtdistanz > 2 m, schreckhaft Fluchtdistanz > 2 m, schreckhaft
Köbi ♂	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74				
Julia ♀	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74				
Detlev ♂	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74				
Kuno ♂	1/2 J.	Einzelgeh., dann Zuchtgeh. 74	Geschwister } (Mutter: Ba)	Kr, Kö, Ju, De Pa, Ba Ti, Ba	ca. 8wöchig 3monatig 3monatig	Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu (Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft scheu
Tina ♀	1/2 J.	v. Geiß, Versuchsgehege				
Pablo ♂	1/2 J.	v. Geiß, Versuchsgehege	Adoptiv- Geschwister }	Gu, Bb ) leben zus. in ) Gehegeteil ) leben zus. in ) Gehegeteil	3monatig 3monatig	(Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft scheu scheu handzahn handzahn, aggressiv gegen Menschen handzahn handzahn
Mika ♂	1/2 J.	v. Hand, einzeln				
Piccola ♀	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73	Adoptiv- Geschwister }	Gu, Bb ) leben zus. in ) Gehegeteil	3monatig 3monatig	(Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft scheu scheu handzahn handzahn, aggressiv gegen Menschen handzahn handzahn
Gusti ♂	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73				
Mona ♀	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73	Adoptiv- Geschwister }	Gu, Bb ) leben zus. in ) Gehegeteil	3monatig 3monatig	(Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft scheu scheu handzahn handzahn, aggressiv gegen Menschen handzahn handzahn
Alex ♂	2 1/2 J.	v. Hand, einzeln				
Babette ♀	5 1/2 J.	v. Hand	gegenseitig ) neg. Bez.	gegenseitig ) neg. Bez.	3monatig 3monatig	(Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft scheu scheu handzahn handzahn, aggressiv gegen Menschen handzahn handzahn
Bambola ♀	4 1/2 J.	v. Hand, zus. m. Bruder, priv.				

<sup>1</sup> Adoptivgeschwister = gemeinsam aufgezogene Tiere, die sich fast wie Geschwister verhalten. — <sup>2</sup> Mit Ausnahme von Bb/Ba enge positive Beziehungen, teils durch gemeinsame Aufzucht, teils durch späteres Zusammenleben entstanden.

## Methoden und Beobachtungstechnik

Lernversuche wurden bisher fast nur an Zoo- und Labortieren durchgeführt, so von BACKHAUS (1959), GIEBEL (1967), REIHER (1969). Im Vergleich zur Zoo- oder Laborhaltung brachte unsere Art der Tierhaltung nebst dem großen Vorteil möglichst natürlichen Verhaltens der Tiere etliche Nachteile mit sich: Größere Schwierigkeiten ergaben sich vor allem aus dem unbestimmbaren natürlichen Äsungsangebot, welches den Hunger der Tiere weitgehend unkontrollierbar machte und die Futterbelohnung als experimentelles Hilfsmittel in ihrer Bedeutung wesentlich schwächte.

Um möglichst viele — auch unerwartete — Reaktionen der Tiere erfassen zu können, nahm ich nebst bestimmten quantitativen Massen das Verhalten der Tiere möglichst weitgehend auf. Dazu verwendete ich die nachfolgende, eingeschränkte Protokolliertechnik:

- Ich unterschied zwischen einem Nah- und einem Fernbereich. Als Nahbereich definierte ich eine Kreisfläche mit fünf Metern Radius um die Futterstellen. Das Verhalten jedes Tieres, das sich im Nahbereich aufhielt, protokollierte ich ausführlich nach den Punkten eins bis vier der untenstehenden Prioritätenliste. Im sichtbaren Fernbereich wurde möglichst viel Verhalten entsprechend derselben Liste, jedoch — außer den Punkten eins und zwei — ohne Anspruch auf Vollständigkeit protokolliert.
- Das Ethogramm wurde in fünf Gruppen unterteilt, welche ich nach folgender Prioritätenliste ordnete:

1. Freßverhalten im weitesten Sinn
2. Sozialverhalten und Lautgebung
3. Konfliktverhalten
4. Aufmerksamkeit gegenüber äußeren Reizquellen
5. sämtliche nicht unter 1 bis 4 genannten Verhaltenselemente.

Ich beobachtete — je nach Scheuheitsgrad der betreffenden Tiere — aus mindestens 20 Meter Entfernung, nach Bedarf mit einem 8×30-Feldstecher. Das Verhalten protokollierte ich auf Tonband und teilte es bei der Abschrift in 15-Sekunden-Intervalle auf.

Als Versuchsfutter wurde ein den Tieren nicht bekannter Kraftfuttermitteltyp in zwei Formen gepreßt: Stäbchen mit 4,5 mm Durchmesser und ca. 15 mm Länge sowie Zylinder mit 8 mm Durchmesser und 10 mm Länge. Diesen Pellets applizierte ich konstante Mengen von Fichtennadel- bzw. Rosenöl. Durch Kombination der beiden Formen und der beiden Gerüche entstanden also vier durch die Form-Geruch-Kombination sich unterscheidende Versuchsfuttermitteltypen.

## Qualitative Beobachtungen und Vorversuche

Von Frühsommer 1974 (Kitzaufzucht) bis Ende des Jahres widmete ich mich vor allem Beobachtungen des Äsungsverhaltens und Vorversuchen.

### Bedeutung des optischen und des olfaktorischen Sinnes

Geruchskontrollen waren vor dem Fressen fast immer zu erkennen. Das Mitwirken des optischen Sinnes war wesentlich schwerer, oft gar nicht zu sehen. Eine eindeutige Funktion hat das Auge wohl beim Erkennen eines Futtermittels auf Distanz. Um dies zu zeigen, ging ich vom Phänomen des Bewegungssehens aus. Viele Wildtiere, u. a. auch Cerviden, reagieren, bedingt durch einen zentralnervösen Mechanismus, stärker auf bewegte Objekte als auf ruhende, obwohl sie auch ruhende wahrnehmen können (ROCHON-DAVIGNEAUD 1972). Ich hielt nun ein Futtermittel ruhig, für die Rehe sichtbar in der Hand, worauf sich meist kein Tier näherte. Sobald ich den Gegenstand bewegte, näherten sich die Tiere normalerweise. Dieser Verhaltensunterschied scheint mir nur durch das Bewegungssehen und damit durch den optischen Sinn zu erklären. Die Bedeutung des optischen Sinnes bei geringem Abstand vom Futter blieb allerdings unklar.

In einem Pilotversuch schaltete ich die Wirkung der Blattform dadurch aus, daß ich aus Edelkastanien- und Eichenblättern — erstere wurden von unseren Tieren eindeutig bevorzugt — Quadrate gleicher Größe ausschnitt. Nun bot ich einem Kitz von Hand 16mal je ein Quadrat beider Blattarten an. Es roch 8mal zuerst am

Kastanien- und ebenso oft zuerst am Eichenblatt, fraß hingegen 13mal zuerst Kastanie und nur 3mal zuerst Eiche. Zur Kontrolle stellte ich dasselbe Tier anschließend 10mal vor die Wahl je eines vollständigen Kastanien- bzw. Eichenblattes. Nun roch es in sechs Fällen zuerst an Eiche und 4mal zuerst an Kastanie. Die erste Annäherung war also nicht abhängig von der Formerkennungsmöglichkeit, sondern eher zufällig. Hingegen fraß das Tier auch bei der Wahl zwischen zwei Blattquadraten signifikant häufiger ( $p < 0,05$ , Vorzeichentest, SIEGEL 1956) die Kastanienblätter.

Um die Möglichkeit des Erlernens eines einfachen optischen Reizes zu testen, versuchte ich, ein Rehkitz zur ausschließlichen Annahme einer schwarz gefärbten Milchflasche zu dressieren. Dazu bot ich dem Tier jeweils zwei weiße und eine schwarze Flasche zur Wahl an, zog ihm jedoch die weiße Flasche wieder aus dem Mund, bevor es daraus trinken konnte. Nach 40 solchen Versuchen wählte das Tier in der Tendenz die schwarze Flasche häufiger, machte aber immer noch so viele Fehler, daß nicht von einem eindeutigen Lernerfolg gesprochen werden kann. Dies könnte dadurch erklärt werden, daß in Saugstimmung möglicherweise die normale Reizempfindlichkeit bzw. -beantwortung z. B. für Farbreize gehemmt ist. SEVENSTER (1968) hat an Stichlingen eine vergleichbare Hemmung der Reizbeantwortung (auf Stäbchen zu schnappen) in einer bestimmten Stimmung (Balz) nachgewiesen.

Obwohl diese Pilotversuche zeigten, daß ein Rehkitz bei selektivem Äsen nicht unbedingt auf die Formerkennung angewiesen ist, so schließen sie doch die Möglichkeit nicht aus, daß Form- oder Farberkennung im Äsungsverhalten eine Bedeutung haben kann. Ob und wie weit andere Komponenten des optischen Sinnes bei der Futterwahl eine Rolle spielen, wurde in dieser Arbeit nicht untersucht.

### Annahme unbekannter Futtermittel

Bei der Neuannahme von Futtermitteln war es auffallend, daß die Rehkitze unterschiedlich reagierten, je nach dem, ob es sich um Äsung oder Kraft- bzw. Saftfutter handelte:

Äsung unbekannter Pflanzen: Da das Äsungsangebot auf der Wiese unseres Aufzuchtgeheges verhältnismäßig monoton war, waren viele Laub- und Kräuterarten für unsere Kitze unbekannt. Solche unbekanntes Pflanzen wurden — wie auch bekannte Arten — vor dem Fressen immer kurz olfaktorisch kontrolliert. Ich beobachtete jedoch bei unbekanntes Pflanzen vor der Annahme nie eine langandauernde oder wiederholte Kontrolle wie bei der Neuannahme von Kraft- bzw. Saftfutter.

Kraft- und Saftfutter: Als solches bezeichne ich die handelsüblichen Pellets bzw. vom Menschen veränderte Pflanzenprodukte, wie z. B. Kartoffelschnitzel und zerkleinerte Zuckerrüben. Dieser Nahrungskategorie gegenüber zeigten die Tiere größte Vorsicht: Sie prüften die Nahrung während mehrerer Minuten oder zu vielen Malen, bevor sie davon fraßen. Dabei zeigten sie viel Konfliktverhalten und zum Teil auffallendes Sozialverhalten wie häufiges Lecken am Äser eines Partners und andere Partnerkontrollen.

### Versuch einer Einzeldressur

Um Vorgang und Wirkung eines Futterlernprozesses zu untersuchen, versuchte ich, sieben Rehkitze einzeln dazu zu dressieren, einen bestimmten Versuchsfuttermitteltyp zu fressen und einen nach Form und Geruch davon verschiedenen Versuchsfuttermitteltyp zu meiden. Dazu trennte ich jeweils ein Einzeltier in einem Kleingehege von ca. 40 m<sup>2</sup> ab; durch bewegliche Futterkastendeckel konnte das zu lernende Futter zugänglich gemacht, das zu meidende Futter jedoch vom Beobachtungsplatz ausgeschlossen werden. Trotz mehrwöchiger Gewöhnung an Lernsituation und Isolierung von den Sozialpartnern reagierten die Tiere in der Dressursituation zunehmend

mit Unruhe und viel Konfliktverhalten. Schließlich mieden sie das Experimentiergehege völlig, worauf ich diesen Dressurversuch abbrach.

Mit dieser Dressur hatte ich versucht, eine Assoziation herzustellen zwischen der Qualität, d. h. der Form und dem Geruch der beiden Futtertypen (= 1. Assoziationsreiz) und dessen Zugänglichkeit, d. h. Angebot bei offenem Futterkasten bzw. Deckelbewegung (= 2. Assoziationsreiz). In unserer Gehegesituation, in der eine Vielzahl von Reizen dauernd auf die Tiere wirkte, war es ihnen jedoch möglich, andere als die von mir manipulierten Reize miteinander zu kombinieren. Folgende Hinweise führen mich zur Annahme, daß die Rehe statt der gewünschten Reize die gesamte Versuchssituation, mit meiner Anwesenheit auf dem Beobachtungssitz als dem wohl wichtigsten Kennzeichen (= 1. Assoziationsreiz) und die angstausslösende Deckelbewegung (= 2. Assoziationsreiz) miteinander verknüpften:

- Die Tiere mieden die beiden Versuchsfutterkästen in der Dressursituation schon zu einem Zeitpunkt, als sie bei meiner Abwesenheit noch die gewohnten Mengen aus denselben Futterkästen fraßen.
- Als die Tiere die Dressursituation bereits mieden, betraten sie das Versuchsgehege mehrmals, kurz nachdem ich es verlassen hatte.
- Zur gleichen Zeit näherten sie sich mir ohne besondere Anzeichen von Konfliktverhalten außerhalb des Dressurgeheges.
- Häufiges Weggehen oder gar Flucht als Reaktion auf die kleinste Deckelbewegung ließen mich auf deren stark angstausslösende Wirkung schließen.

Nachträglich scheint es einsichtig, daß die Tiere auf den vermutlich stärksten Reiz (Deckelbewegung) zuerst reagierten. Nach der Theorie von REVUSKY und GARCIA (1970) ist zu erwarten, daß externe Stimuli vor allem und zuerst mit ebensolchen, Reize aus dem Bereich der Geschmacksempfindung hingegen eher mit propriozeptiven, die Verdauung betreffenden Reizen assoziiert werden. Dabei möchte ich den Bereich der Geschmacksempfindung im Sinne einer Hypothese etwas ausweiten und auch auf die Wahrnehmung der Gerüche des Futters beziehen. Es entspricht dann aber der erwähnten Theorie, daß die Tiere den externen Stimulus der Deckelbewegung mit einem in der Gesamtsituation zu suchenden externen Stimulus assoziierten. Um zuerst eine Reaktion auf die Eigenschaften des Futters hervorzurufen, müßte folgerichtig ein auf die Verdauung wirkender negativer Verstärker eingesetzt werden.

### Vierfach-Wahlversuche

Ab Januar 1975 wurden sechs Rehkitze paarweise gehalten. Während etwa sechs Wochen sollte nun jedes Paar einen Futtertyp mit bestimmter Form-Geruch-Kombination (Lernfutter) dadurch erkennen und fressen lernen, daß es tagsüber ausschließlich dieses Futter erhielt. Als weiteres Versuchstier wurde eine handzahme adulte Rehgeiß herangezogen, die leicht von ihrer Gruppe abgetrennt werden konnte; sie erhielt täglich während mindestens einer Stunde ihr Lernfutter. Nach Zufallsauswahl erhielten zwei der drei Kitzpaare als Lernfutter die Pellets mit dem einen Geruch und der einen Form, das dritte Kitzpaar und die adulte Geiß erhielten die Pellets mit dem anderen Geruch und der anderen Form (Tab. 2). Als Kontrolltiere dienten zwei Adultpaare, welche beide Lernfuttertypen fressen lernten.

Da alle Tiere ihr Lernfutter schon nach einigen Tagen gut annahmen und in der darauffolgenden Zeit ihr Verhalten gegenüber dem Lernfutter nicht mehr änderten, begann ich schon nach drei bis fünf Lernwochen (Tab. 2) mit einer ersten Serie der Form-Geruch-Wahlversuche (F/G 1). Im März setzte ich eine weitere Versuchs-Serie (F/G 2) mit leicht veränderter Versuchssituation (Tab. 2) an. Jede Serie bestand aus 10 Tests à 5 (F/G 1) bzw. 3 (F/G 2) Minuten. In einer Vierfach-Wahlsituation bot

Tabelle 2

Form-Geruch-Experiment: Gruppierung der Tiere und Versuchsablauf

Tiere	Kitze			Adulte		
	Tina Pablo	Kreti Köbi	Julia Detlev	Babette	Mona Alex	Piccola Gusti
Einsatz als	Testpaar	Testpaar	Testpaar	Einzeltest-tier	Kontrollp.	Kontrollpaar
<i>Lernphase</i>						
Lernfutter	R/Z		Fi/St	R/Z und Fi/St		
Lernzeit	3—6 Wochen tagsüber		4 Wochen tägl. lh	für jeden Futtertyp 3 Wochen tagsüber		
<i>Wahlversuch</i>						
Replikate						
F/G 1	10 Tests à 5 min pro Testpaar					
F/G 2	10 Tests à 3 min pro Testpaar, Einzeltier bzw. Kontrollpaar					
Wahlfutter	R/Z, R/St, Fi/Z, Fi/St in Simultanwahl					
Forschungsfragen	— Wie wirkt sich die Vertrautheit mit einem Futtertyp von bestimmter Form und bestimmtem Geruch aus auf das Verhalten in der Vierfachwahl (vertrautes Futter und drei davon in Form und/oder Geruch abweichende Futtertypen)? — Falls das vertraute Futter fressen gelernt wird, welche Bedeutung haben bei diesem Lernprozeß ein optischer (Form) und ein geruchlicher Reiz?					
R = Rosengeruch, Fi = Fichtengeruch, Z = Zylinderform, St = Stäbchenform						

ich den Tieren die vier Versuchsfuttertypen mit verschiedener Form-Geruchs-Kombination dar, also Rosengeruch/Zylinderform, Fichtengeruch/Zylinderform, Rosengeruch/Stäbchenform und Fichtengeruch/Stäbchenform. Einer dieser vier Versuchsfuttertypen entsprach also jeweils dem Lernfutter, die anderen drei zur Wahl gebotenen Futtertypen wichen davon nach Geruch und/oder Form ab. Die vier Wahlfutterschalen ordnete ich — mit Ausnahme der Serie F/G 1 — in einem Quadrat von 1,5 Meter Seitenlänge an; der Mittelpunkt des Quadrates lag jeweils auf einem beliebigen Austrittswechsel, etwa fünf Meter von einer guten Deckung entfernt. Die Verteilung der vier Versuchsfuttertypen auf die Futterstellen wurde balanciert. Die Tageszeit wurde nicht kontrolliert; es wurde aber ausschließlich während der für Rehe bedeutsamen Aktivitätszeiten experimentiert. Wetter und jahreszeitliche Veränderungen wurden qualitativ festgestellt, konnten bei der Auswertung jedoch nicht mit den Ergebnissen in Beziehung gebracht werden. Bei den je zwei Varianten der beiden Reizqualitäten Form und Geruch war leider nicht auszumachen, ob der Unterschied zwischen den beiden Formen für das Reh ähnlich stark war wie der Unterschied zwischen den beiden Gerüchen. Diese Tatsache bedingt eine vorsichtige und relativierende Betrachtungsweise des Versuchsergebnisses im Hinblick auf die Bedeutung der Form und des Geruchs im Futterlernprozeß.

Um Präferenzen in den Wahlversuchen zu untersuchen, stützte ich mich in der Auswertung vor allem auf drei Maße, die untereinander gut korreliert sind:

- Gewicht des gefressenen Futters je Test und Tierpaar; in den Tierpaaren, in denen jeweils nur ein Tier fraß (s. u.), wurde das Gewicht pro fressendes Einzeltier festgestellt.
- Die Freßintensität: sie wurde dadurch bestimmt, daß sechs Intensitätsvarianten von fressen je ein ordinaler Rang zugeordnet wurde, worauf die Summe der Rangzahlen aller Annäherungen pro Futtertyp und Test und Tier berechnet wurde.

— Zeitdauer der Beschäftigung mit einem Futtertyp während einer Testdauer von 3 Minuten. Dieses Maß hat vor allem in den Fällen Bedeutung, in denen der eine Partner überhaupt nicht fraß, sich aber trotzdem für die Versuchsfuttertypen interessierte (Riechen etc.).

### Ergebnisse

Bei einem Vergleich der verschieden vertrauten Futtertypen ergab sich weder pro Einzeltier noch insgesamt eine signifikante Heterogenität während einer ganzen Testserie.

Eine Rolle spielte jedoch die Reihenfolge, in der die Versuchsfuttertypen gefressen wurden — wiederum bezogen auf die unterschiedliche Vertrautheit der Tiere mit denselben (Abb. 2): Zumeist wurde zuerst das Lernfutter gefressen. Von den

Tier	scheu				zahn		
	Julia	Detlev	Tina	Pablo	Kreti	Köbi	Babette
vertrautes Futter	Fi/St	Fi/St	R/Z	R/Z	R/Z	R/Z	Fi/St
F u. G vertraut	①	①	①	①	③	③	③
nur G vertraut	① → ②	① →	① → ②	① →	② → ③	① → ③	① → ③
weder F noch G vertraut	② → ③	—	② → ③	—	① → ② → ④	② → ④	② → ④
nur F vertraut	—	—	—	—	① → ② → ④	① → ② → ④	① → ② → ④
gemäss Hypothese	3	1	3	1	1	2	2
gegen Hypothese	0	0	0	0	2	1	1

F = Form, G = Geruch, Fi = Fichten-, R = Rosengeruch, St = Stäbchen-, Z = Zylinderform

Abb. 2. Zeitliche Folge des erstmaligen Fressens der vier Versuchsfuttertypen. Es zeigt sich, insbesondere bei den scheuen Tieren, die Tendenz, die Futtertypen in der von oben nach unten angeführten Reihenfolge erstmals zu fressen. Pfeile nach unten entsprechen, Pfeile nach oben widersprechen dieser Tendenz. Bezieht man auch die nicht mehr ausgeführten, aber bei länger dauerndem Versuch einzig möglichen Schritte (Pfeile mit durchbrochener Linie) in den Test mit ein, so können die tendenzgemäßen Schritte als signifikant häufiger angesehen werden (Vorzeichenstest:  $N = 17$ ,  $+ = 13$ ,  $p < 0,05$ ).

drei weiteren Versuchsfuttertypen fraßen die meisten Tiere denjenigen mit unbekannter Form und bekanntem Geruch zuerst, darauf den Futtertyp, bei dem beide Reizqualitäten neu waren. Die genannten Tendenzen wurden mit dem Vorzeichenstest (SIEGEL 1956) untersucht und können dadurch als gestützt betrachtet werden. Wie aus Abb. 2 hervorgeht, fraßen nur einzelne Tiere von allen vier Versuchsfuttertypen — und zwar handelt es sich hier ausschließlich um die zahmen Tiere.

Das bei der Neuannahme von Kraft- und Saftfutter erwähnte Kontrollverhalten konnte anhand der Experimente genauer untersucht werden, insbesondere meine Hypothese, daß dieses Kontrollverhalten Elemente enthält, welche sich in bestimmter Sequenz folgen:

1. olfaktorische und/oder optische Kontrolle aus zwei oder mehr Metern Entfernung vom Futter,
2. olfaktorische Nahkontrollen, welche direkt auf das Futter oder dessen unmittelbare Umgebung gerichtet sind, und recht lange (bis 15 Minuten) oder oft wiederholt stattfinden,
3. Geschmackskontrolle: Dabei frißt das Tier eine sehr geringe Menge des Futters, kaut diese besonders ausgiebig,



4. Freßkontrolle, bei der das Tier erstmals mehrere Brocken des neuen Futters frißt. Nach all diesen Kontrollen wird das neue Futter vom Tier wie vertrautes Futter behandelt: es riecht kurz daran und beginnt gleich ausführlich zu fressen.

Abb. 3 zeigt, daß meine Daten aus den Wahlversuchen auf das Vorherrschen der hypothesegemäß ausgeführten Teilschritte dieses Kontrollverhaltens hinweisen.

Kontrollvarianten	Ju	De	Ti	Pa	Kö	Kr	Bb	t
frisst ausgiebig	△ △ △	△ △ △ △	△ △ △ △	△ △	△ △ △ △ △ △	△ △ △ △ △ △	△ △ △ △	↑
frisst ein bis zweimal	△ △ △ △ △			△	△ △ △ △	△ △ △ △	△	
olfaktorische Kontrolle	△ △ △ △ △	△ △ △ △	△ △ △ △	△ △	△ △		△	

Abb. 3. Zeitliche Abfolge der Futterkontrollvarianten im Vierfachwahlversuch. Dreieck = Geruch; Quadrat = Form; weiß = vertraut; schwarz = unbekannt

Normalerweise fraß ein Tier pro Test nur einen unbekanntem Futtertyp zum erstenmal; bis zur nächsten Neuannahme verstrichen mindestens drei Stunden – meist wesentlich mehr – und damit mindestens eine Wiederkauperiode. Von den 21 Fällen, in denen ich ein Tier beim erstmaligen Fressen eines unbekanntem Futters (= Neuannahme) beobachtete, fanden nur deren zwei während des gleichen Tests (zeitlicher Abstand wenige Minuten) statt. Diese Ausnahme beobachtete ich bei der handzahmen Adultgeiß. Die Tatsache, daß jeweils pro Freßperiode nur ein unbekannter Futtertyp neuangenommen wird, könnte durch das „Long-delay-learning“ zu erklären sein, wie es von REVUSKY und GARCIA (1970) beschrieben wurde. WESTOBY (1974) vermutet infolge theoretischer Überlegungen folgenden Spezialfall des „Long-delay-learning“ bei großen Grasfressern: Ein Tier, welches sehr viele verschiedene Pflanzenarten innerhalb kurzer Zeit aufnimmt, kann eine spätere negative Wirkung mit der Aufnahme eines bestimmten Nahrungstyps assoziieren, sofern das Tier während einer zeitlich begrenzten Freßaktivität nur einen einzigen neuen Typ frißt. Meine Daten scheinen auf diese Theorie hinzuweisen.

### Rollen beim Testen von neuen Futtermitteln

In der künstlichen Situation der Futterwahlversuche entwickelten die beiden Partner meiner Versuchsgruppen zwei verschiedene Verhaltenstypen, obwohl sie bezüglich Futterangebot gleich behandelt wurden. Wie sich später zeigte, scheinen diese Verhaltenstypen den folgenden Kriterien zu genügen, welche u. a. von HINDE (1974) für die Abtrennung von Rollenverhalten gegenüber anderem Sozialverhalten genannt werden: 1. Unabhängigkeit des Verhaltenstyps vom Individuum, 2. Bezogenheit des Verhaltens auf den Partner. Einen Vorbehalt bezüglich der Verwendung des Rollenbegriffs in dieser Arbeit möchte ich allerdings anbringen, da sich meine Daten nur auf wenige Beobachtungen und ein Pilotexperiment mit wenigen Tieren beziehen.

### Qualitative Beschreibung der beiden Verhaltenstypen

Ich beziehe die Begriffe aktiv und passiv in diesem Zusammenhang auf die Auseinandersetzung mit unbekanntem Futter. Die Tiere des aktiven Verhaltenstyps untersuchten – im Gegensatz zum passiven Typ – das Futter genauer, während längerer Zeitdauer und fraßen auch größere Mengen davon. Die Auseinandersetzung mit dem unbekanntem Futter fand beim aktiven Tier weitgehend direkt statt und nicht vor-

Tabelle 3

## Definition der rollentypischen Merkmale

aktiver Verhaltenstyp		passiver Verhaltenstyp	
Merkmal	Definition	Merkmal	Definition
nähert sich vor Partner dem Futter	nähert sich vor dem Partner einer der Wahlfutterstellen	nähert sich später dem Futter <sup>1</sup>	Die erste Annäherung an eine Wahlfutterstelle erfolgt im betreffenden Test später als beim Partner, oder gar keine Annäherung
frißt als erstes Tier	erstes Tier, das im betreffenden Test von einem Wahlfutter frißt	frißt später <sup>1</sup> oder nicht	erste Aufnahme vom Wahlfutter nach erster Aufnahme des Partners im betreffenden Test
frißt ausgiebig	frißt in mindestens drei Futteraufnahmen vom betreffenden Wahlfutter	frißt wenig oder nichts	frißt in höchstens zwei Futteraufnahmen vom betreffenden Wahlfutter
Freigeben der Futterstelle	Tier frißt bei einer der Wahlfutterstellen, (1) Partner nähert sich derselben Futterstelle, erstes Tier wendet sich ab oder geht weg (2), Partner kontrolliert oder frißt bei derselben Futterstelle. Von (1) bis (2) maximal 1 Minute	kein entsprechendes Merkmal beobachtet	
nähert sich dem Partner bei Wahlfutterstelle seltener <sup>1</sup>	das Tier nähert sich dem Partner, während dieser mit einem Wahlfutter beschäftigt ist, seltener als der passive Partner	nähert sich dem Partner bei Wahlfutterstelle häufiger <sup>1</sup>	Häufiger als der aktive Partner nähert sich dieses Tier dem Partner, während dieser mit einem Wahlfutter beschäftigt ist
seltener <sup>1</sup> außerhalb Nahbereich	Tier hält sich seltener außerhalb des Nahbereichs auf als der passive Partner	häufiger <sup>1</sup> außerhalb Nahbereich	Tier hält sich häufiger außerhalb des Nahbereichs auf als der Partner
frißt seltener <sup>1</sup> anderes als Wahlfutter	zeigt seltener als der passive Partner Freßverhalten, das nicht auf Wahlfutter bezogen ist	frißt häufiger <sup>1</sup> anderes als Wahlfutter	zeigt häufiger Freßverhalten, das nicht auf Wahlfutter bezogen ist, als der aktive Partner
$\frac{awe + nä\ WF}{awe + weg} > 1$	der Quotient zwischen a. sich von einer Wahlfutterstelle abwenden und sich spätestens im übernächsten Intervall einem anderen Wahlfutter zuwenden, und b. sich von einem Wahlfutter abwenden und sich mindestens während den folgenden 2 Intervallen (= 1/2 Minute) nicht mit einem Wahlfutter beschäftigen, ist größer als 1, d. h. das Tier geht von einer Wahlfutterstelle zur anderen ohne viel Ablenkungen	$\frac{awe + nä\ WF}{awe + weg} < 1$	der Quotient zwischen a. und b. ist kleiner als 1, d. h. das Tier läßt sich während der Wahl bzw. zwischen zwei Futterannäherungen leicht ablenken

<sup>1</sup> bezogen auf die Häufigkeit mit der dasselbe Merkmal beim Partner auftritt

wiegend in Abhängigkeit vom Partner. Dennoch bezog auch dieses Tier sein Verhalten stark auf den Partner; fast dauernd hielt es mindestens ein Sinnesorgan in dessen Richtung geöffnet. Näherte sich der passive Partner dem aktiven, gerade fressenden Tier, so unterbrach letzteres manchmal seine Freßstätigkeit, wandte den Kopf ab oder trat zwei bis drei Schritte zur Seite, wodurch die Futterstelle für den passiven Partner frei wurde (Freigabe der Futterstelle, Definition Tab. 3). Weitere Unterschiede, welche jedoch nur qualitativ festgestellt wurden, betrafen Konflikt- und Sicherungsverhalten: Die entsprechenden Verhaltenselemente traten in der Versuchssituation gehäuft, insgesamt jedoch bei beiden Verhaltenstypen etwa gleich oft auf, jedoch in anderen Zusammenhängen. Konfliktverhalten war beim aktiven Tier vor allem beim erwähnten Freigeben der Futterstelle zu beobachten oder wenn der Partner den Experimentierplatz verließ, während das aktive Tier am Fressen war. Ich interpretiere dies als Konflikt zwischen dem Wunsch, weiter zu fressen, und der Tendenz, sein Verhalten auf den Partner zu beziehen. Sicherungsverhalten trat beim aktiven Tier in ähnlichen Situationen wie außerhalb der Versuche auf.

Das Tier des passiven Verhaltenstyps fiel vor allem dadurch auf, daß es praktisch nie vom Versuchsfutter fraß. Ausführliche Kontrollen waren selten, kurze Kontrollen kamen jedoch häufig vor. Das passive Tier nahm — wohl als Umorientierung — häufig eher unbeliebte Nahrung aus der Umgebung der Versuchsfutterschalen auf, insbesondere Äsung, aber auch Schnee, Wasser etc. Dieses Verhalten lief in einem Extremfall sogar im Leerlauf ab: das Tier „trank“ aus einer völlig leeren Wasserschüssel. Das passive Tier näherte sich häufig dem mit einem Versuchsfutter beschäftigten Partner, während sich das aktive Tier viel seltener dem mit einem Versuchsfutter beschäftigten passiven Tier näherte. Konfliktverhalten trat beim passiven Tier vor allem dann auf, wenn das Tier vermutlich fressen wollte (Hunger), aber aus unbekanntem Gründen gehemmt war. Auf alltägliche Reize wie das Fallen von Laub oder vom Wind bewegte Zweige reagierte das passive Tier übermäßig mit Sicherungsverhalten.

### Ein Pilotexperiment zum Rollenverhalten

Nach den beschriebenen Beobachtungen bildete ich folgende Hypothese: In der paarweisen Konfrontation von Rehkitzten mit der beschriebenen Futterwahlsituation kann eine Verhaltensaufteilung in zwei definierbare Rollen stattfinden; diese Rollen können bei anderer Paarzusammensetzung gewechselt werden, und sie unterscheiden sich vom Verhalten eines Einzeltieres in der gleichen Situation. Diese Hypothese wollte ich in einem Pilotexperiment etwas näher untersuchen. Dabei interessierten mich besonders folgende Fragen:

- Gibt es auch Rollentrennung, wenn man zwei vormalig aktive bzw. vormalig passive Tiere mit der Futterwahlsituation konfrontiert?
- Inwiefern ist das Verhalten der Tiere auf den Partner bezogen?
- Haben Unterschiede in der Vertrautheit mit der Umgebung oder mit den angebotenen Futtertypen einen Einfluß auf die Rollendifferenzierung?

Mein Pilotexperiment bestand aus zwei Partnertausch-Serien (PT 1 und PT 2), welche ich gleich wie F/G 2, also als Vierfach-Wahlversuche durchführte, jedoch bei veränderter Paarzusammensetzung. So konnte ich die bereits durchgeführten Serien (F/G 1 und F/G 2) zugleich als ersten Teil dieses Pilotexperimentes auswerten. Wie Tab. 4 zeigt, setzte ich in den Partnertausch-Serien möglichst viele weitere Tiere ein: zusätzlich ein Kitzpaar und ein Adultpaar. Zur Wahl bot ich wieder vier Versuchsfuttertypen, von denen den meisten Tieren zwei bekannt waren. Bei zwei Kitzpaaren stellte ich die Versuchsfuttertypen jedoch so zusammen, daß dem einen Partner deren zwei, dem anderen hingegen alle vier bekannt waren. Dadurch erhoffte ich einen Hinweis auf die Bedeutung der Futtermutualität bei der Rollendifferenzierung.

Tabelle 4  
Aufteilung der Tiere in allen vier Testserien

Tier	mit Partner in			
	F/G 1	F/G 2	PT 1	PT 2
Julia (Ju)	Ju/De	Ju/De	Ju/Kö <sup>1</sup>	Ju <sup>1</sup> /Kö
Detlev (De)	De/Ju	De/Ju	De <sup>1</sup> /Kr	
Kreti (Kr)	Kr/Kö	Kr/Kö	Kr/De <sup>1</sup>	
Köbi (Kö)	Kö/Kr	Kö/Kr	Kö <sup>1</sup> /Ju	Kö/Ju <sup>1</sup>
Tina (Ti)	Ti/Pa	Ti/Pa		
Pablo (Pa)	Pa/Ti	Pa/Ti		
Kuno (Ku)			Ku/Mi	
Mika (Mi)			Mi/Ku	Mi/Bb
Babette (Bb) ad.			Bb/Ba	Bb/Mi
Bambola (Ba) ad.			Ba/Bb	
Piccola (Pi) ad.		Pi/Gu		
Gusti (Gu) ad.		Gu/Pi		
Mona (Mo) ad.		Mo/Al		
Alex (Al) ad.		Al/Mo		

F/G = Form-Geruch-Test, PT = Partnertausch-Test, ad. = adult  
<sup>1</sup> Tiere, denen in der betreffenden Serie alle vier, während allen anderen Tieren nur zwei der Wahlfuttertypen bekannt waren.

Tabelle 5  
Rollendifferenzierung in den vier Testserien

Tier	Partner	F/G 1	F/G 2	PT 1	PT 2
Julia <sup>1</sup>	Detlev Köbi	(aktiv)	aktiv <sup>1</sup>	passiv <sup>1</sup>	unbestimmt
Detlev	Julia Kreti	(passiv)	passiv	passiv	
Kreti <sup>1</sup>	Köbi Detlev	passiv <sup>1</sup>	unbestimmt	aktiv <sup>1</sup>	
Köbi	Kreti Julia	aktiv	(aktiv)	aktiv	(aktiv)
Tina	Pablo	(aktiv)	aktiv		
Pablo	Tina	(passiv)	passiv		
Kuno	Mika			passiv	
Mika	Kuno Babette			aktiv	unbestimmt
Babette	Mika Bambola			aktiv	(aktiv)
Bambola	Babette			passiv	

Die in Klammern gesetzten Rollen bestanden nur nach der Tendenz  
<sup>1</sup> vollständiger Rollenwechsel

Um bei der Auswertung eine klare Unterscheidung der beiden Verhaltenstypen vornehmen zu können, definierte ich sieben bzw. acht Verhaltensmerkmale (Tab. 3). Traten von diesen Merkmalen diejenigen des einen Verhaltenstyps signifikant häufiger auf als diejenigen des anderen Verhaltenstyps (Vorzeichenstest, SIEGEL 1956), so bezeichnete ich das Tier im betreffenden Test als diesem Verhaltenstyp zugehörig. Waren während einer Serie à 10 Tests die aktiven Merkmale bei den Paarlingen signifikant verschieden häufig (Wilcoxon, Rangtest für Paardifferenzen, SIEGEL 1956), so bezeichnete ich das als Rollentrennung.

### Resultate

In Tab. 5 sind alle Rollen, welche die Versuchstiere in den vier Testserien übernahmen, dargestellt. In den insgesamt zwölf Serien, welche mit 10 Tieren durchgeführt wurden, fand immer eine mehr oder weniger deutliche Verhaltensdifferenzierung statt; in sieben dieser Fälle konnte die Verhaltensdifferenzierung statistisch gesichert werden (s. oben).

Zweimal konnte ich einen vollständigen Rollenwechsel beobachten (Abb. 4 und 5). Diese beiden Fälle konnten statistisch durch das oben beschriebene Verfahren gesichert werden ( $p < 0,01$ ). Mit diesen Fakten scheint mir der Beweis erbracht, daß die Tiere in der gegebenen Situation, je nach Partner, mit dem sie zusammenleben, die eine oder andere Rolle übernehmen können.

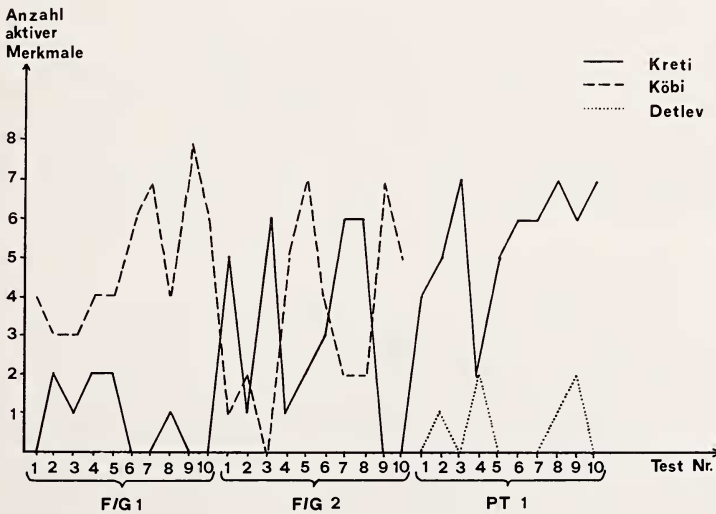


Abb. 4. Rollenwechsel bei Kreti: Anzahl aktiver Merkmale im Verlauf aller drei Testserien bei Kreti und ihrem jeweiligen Partner

Die beiden Paarlinge stimmen ihr Verhalten stark aufeinander ab. Diese Bezogenheit des Verhaltens zeigte sich insbesondere beim Vergleich der Reihenfolge der Annäherungen pro Futterstelle der beiden Paarlinge. Wie Tab. 6 verdeutlicht, ging vor allem das passive Tier sehr oft zu derjenigen Futterstelle, bei welcher der Partner noch beschäftigt war oder die er erst kurz zuvor verlassen hatte. In einem Falle wurden alle vier Futterstellen nacheinander zuerst vom aktiven Tier kontrolliert, dann (nach etwa  $\frac{1}{2}$  Minute) kontrollierte der passive Partner die vier Futterstellen in der genau gleichen Reihenfolge.

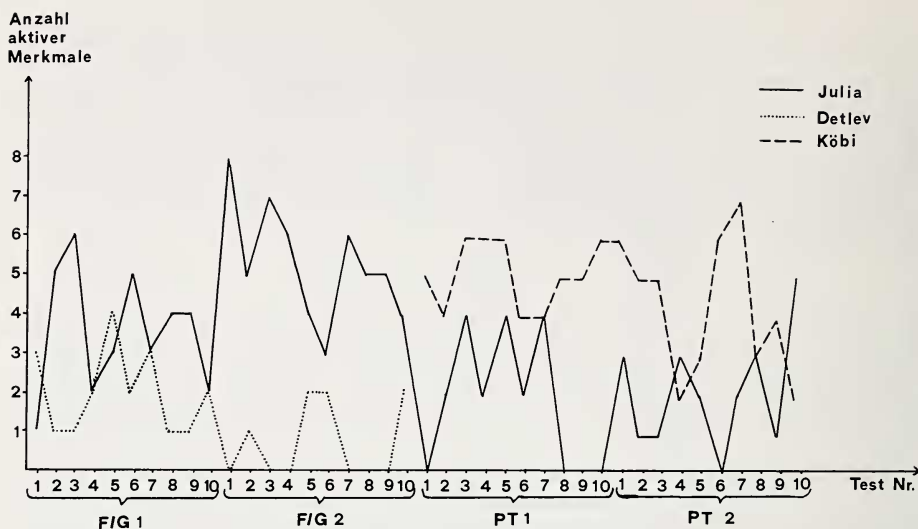


Abb. 5. Rollenwechsel bei Julia: Anzahl aktiver Merkmale im Verlauf aller vier Testserien bei Julia und ihrem jeweiligen Partner

Hinweise auf die Bedeutung der Vertrautheit – sowohl mit der Umgebung als auch mit den zur Wahl gebotenen Futtertypen – erhielt ich aus folgenden Beobachtungen: Bei einem Kitzpaar wurde F/G 1 in unbekanntem Gebiet, F/G 2 hingegen in vertrautem Gebiet durchgeführt. In F/G 1 übernahm nun das Tier (Kreti), welches im unbekanntem Gebiet allgemein sehr unsicheres Verhalten zeigte, eindeutig die passive Rolle. Im vertrauten Gebiet in F/G 2 zeigte auch Kreti vereinzelt aktives Rollenverhalten (Abb. 4). Bei einem anderen Tier ließ sich parallel zu Änderungen in der Futtervertrautheit ein teilweiser Rollenwechsel beobachten (Abb. 5): Die vor-

Tabelle 6

Partnerbezogenes Verhalten in den Futterwahlversuchen F/G 1 und F/G 2

Tier	F/G 1				F/G 2			
	Annäherungen an Wahlfutter, total	davon partnerbezogen <sup>1</sup>		Annäherungen am Wahlfutter, total	davon partnerbezogen <sup>1</sup>			
		Anzahl	%		Anzahl	%		
Julia (akt.)	52	15	29	45	4	9		
Detlev (pass.)	53	19	36	25	11	44		
Tina (akt.)	53	17	35	50	15	30		
Pablo (pass.)	53	17	35	56	25	45		
Köbi (akt.)	53	9	17	68	14	21		
Kreti (pass.)	32	18	56	38	12	32		

<sup>1</sup> Als partnerbezogene Annäherung an Wahlfutter wurde definiert: 1. Annäherung eines Tieres an ein Wahlfutter, mit dem bereits der Partner beschäftigt ist (d. h. davon frisst oder kontrolliert); 2. Annäherung des Tieres an ein Wahlfutter, mit dem sich der Partner zuletzt beschäftigte vor Weggang oder vor Zuwendung an das Wahlfutter, mit dem er noch beschäftigt ist; 3. Annäherung des Tieres an zwei oder mehr Futterstellen in der gleichen Reihenfolge, in der dieselben Futterstellen vorher im gleichen Test vom Partner besucht wurden.

mals aktive Julia wurde für die Serien PT 1 und PT 2 mit dem vormals ebenfalls aktiven Köbi zusammengebracht. Als in PT 1 Köbi mit allen vier Futtertypen vertraut war, Julia hingegen nur mit deren zwei, vollzog sich bei ihr ein deutlicher Rollenwechsel: sie wurde passiv. In PT 2, als Julia alle vier Futtertypen, Köbi aber nur deren zwei kannte, war auch bei Julia wieder teilweise aktives Rollenverhalten zu beobachten.

### Diskussion

Bisher wurde kaum über den ethologischen Aspekt des Futterwahlproblems noch über Futterlernprozesse beim Reh gearbeitet. Entsprechend sind z. B. Anhaltspunkte über Vorkommen und Verlauf solcher Lernprozesse kaum vorhanden. Daher versuchte ich, meine Experimente möglichst offen zu konzipieren, so daß möglichst viele – auch unerwartete – Komponenten des Fragenkomplexes erkennbar werden konnten. Auch aufgrund vieler eigener Beobachtungen des Äs- und Freßverhaltens war es mir nicht möglich, vorauszusagen, wie sich die Gewöhnung an einen Futtertyp auf das Verhalten der Tiere bei der Wahl zwischen gewohnten und ungewohnten Futtertypen auswirken, und ob sich aufgrund der Gewöhnung an einen Futtertyp eine dauerhafte Präferenz ergeben würde.

Meine Experimente zeigten, daß keine dauerhaften Präferenzen aufgrund des Lernprozesses gebildet wurden. Hingegen lernten die Tiere in zeitlichen Abständen einen Futtertyp nach dem anderen erkennen und fressen, d. h. sie lernten die Verträglichkeit bzw. Unverträglichkeit des Futtertyps aufgrund dessen sensorischen Qualitäten erkennen. Daß die Tiere normalerweise während einer zeitlich begrenzten Freßperiode nur einen unbekanntes Futtertyp erstmals fraßen, habe ich als Hinweis auf WESTOBYS (1974) Theorie über „Long-delay-learning“ (REVUSKY und GARCIA 1970) bei großen Grasfressern gewertet. Nach dieser Theorie frißt ein Tier pro Freßaktivität höchstens einen neuen Futtertyp, assoziiert eine später auftretende allfällige Schädigung mit demselben und wird den betreffenden Futtertyp in Zukunft meiden. Allerdings konnte ich in meiner Arbeit leider den funktionellen Aspekt dieser Theorie nicht überprüfen, da ausschließlich verträgliches Futter geboten wurde.

Aufgrund der Versuchsergebnisse sowie der Beobachtung, daß unbekanntes Äsung aus der Umgebung anders als unbekanntes Kunst- und Naßfuttertypen kontrolliert wurden, bildete ich folgende Hypothese: Rehe müssen nicht jedes Futter individuell erkennen lernen, sondern vor allem solche Futtertypen, an die eine kurzfristige Anpassung sinnvoll ist. Die Funktion der von mir induzierten und ähnlichen Lernprozesse sehe ich besonders in der Vermeidung schädlicher oder gar giftiger Futtermittel.

Gleichzeitig mit diesen individuellen Lernprozessen zeigte sich in der Versuchssituation eine Rollendifferenzierung, deren hervorstechendste Eigenschaft „ausgiebiges Fressen“ bzw. „Kaum-Fressen“ vom Versuchsfutter war. Auch dieses Phänomen könnte im Zusammenhang mit Futterlernprozessen stehen. Falls der passive Partner das neue Futter erst frißt, nachdem das aktive Tier das Futter ausführlich getestet hat und danach noch davon frißt, kann der passive die Gefahr einer Schädigung vermeiden. Der Unterschied der beiden Rollen bezüglich Futterkontrollen scheint diese Hypothese zu stützen. So läßt sich das ausführliche Kontrollverhalten des aktiven Tieres dadurch erklären, daß es auf eine möglichst vielseitige und genaue Untersuchung des Futters vor dem Fressen angewiesen ist, da es sich ja der Vergiftungsgefahr aussetzt. Für den passiven Partner hingegen genügt eine kurze Kontrolle, um das vom aktiven Tier gefressene Futter erkennen zu lernen, sofern es bei ihm nur darum geht, eine allfällige Schädigung des Partners mit dem betreffenden Futter zu assoziieren. So betrachtet wäre also die beobachtete Rollenteilung eine geeignete Methode zur Prüfung der Verträglichkeit unbekanntes Futters bei Gefährdung mög-

lichtst weniger Tiere. Es scheint mir einsichtig, daß ein derart komplexes System, das so direkt die Selbst- und Arterhaltung betrifft, nur sinnvoll ist, wenn es bei jeder Gruppe von Individuen funktioniert. So große Zuverlässigkeit wäre bei rein individuengebundenem Verhalten wohl kaum gewährleistet, beim überindividuellen Rollenverhalten kann sie eher erwartet werden.

### Danksagung

Die Arbeit wurde als Teil eines Nationalfonds-Projektes der Abteilung Ethologie und Wildforschung des Zoologischen Instituts der Universität Zürich realisiert (NF-Kredit Nr. 3 909 20). Sie stand unter der Leitung von Dr. B. NIEVERGELT und Prof. Dr. H. KUMMER. Bezüglich Verhaltensdifferenzierung und Rollenwechsel wurde ich von U. NAGEL beraten. Ein Teil der Versuchstiere wurde in Zusammenarbeit mit R. WEY von Hand aufgezogen. Wichtige Diskussionsbeiträge erhielt ich auch von Dr. D. TURNER, Dr. H. J. BLANKENHORN, Frau M. VOSER und Herrn R. ANDEREGG. All diesen Personen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

### Zusammenfassung

In einem Freigehege untersuchte ich vor allem experimentell Futterlernprozesse bei acht Rehkitzchen und sechs adulten Rehen.

Die Tiere wurden vorerst an einen Futtertyp mit bestimmter Form-Geruch-Kombination gewöhnt. Darauf wurden sie paarweise im Vierfach-Wahlversuch mit dem bekannten und drei davon nach Form und/oder Geruch abweichenden Futtertypen konfrontiert.

Resultate: 1. Die Tiere lernten einen Futtertyp nach dem anderen fressen, normalerweise pro Freßperiode nur einen neuen Typ. 2. Meist wurde zuerst der bekannte Typ, darauf derjenige mit bekanntem Geruch und unbekannter Form, dann der völlig unbekannte Futtertyp gefressen. 3. Vor der Neuannahme eines Futters traten verschiedene Varianten von Kontrollverhalten in bestimmter Reihenfolge auf. 4. Bei allen Versuchspaaren wurde eine Verhaltensaufteilung beobachtet, wobei meist nur ein Paarling von unbekanntem Futtertypen fraß.

Die Hypothese, daß es sich dabei um Rollendifferenzierung handle, wurde in einem Pilotexperiment mit derselben Vierfach-Wahlsituation, jedoch anderer Paarzusammensetzung untersucht. Dadurch konnte in zwei Fällen ein Rollenwechsel herbeigeführt und somit dessen Möglichkeit bewiesen werden.

### Literatur

- BACKHAUS, D. (1959): Experimentelle Untersuchungen über Sehschärfe und Farbsehen bei Huftieren. *Z. Tierpsychol.* 16, 445—467.
- BACKHAUS, D. (1959): Experimentelle Prüfung des Farbsehvermögens einer Massai-Giraffe. *Z. Tierpsychol.* 16, 468—477.
- GIEBEL, H.-D. (1967): Visuelles Lernvermögen bei Einhufern. *Zool. Jahrb.* 67, 487—520.
- HINDE, R. A. (1974): *Biological Bases of Human Social Behaviour*. London: McGraw-Hill.
- KLOETZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizerischen Mittellandes. Bern: Hans Huber.
- REIHER, E.-G. (1969): Sinnesphysiologische und lernpsychologische Untersuchungen an Schweinen. *forma et functio* 1, 353—404.
- REVUSKY, S.; GARCIA, J. (1970): Learning Associations over Long Delays. In: *The Psychology of Learning and Motivation*. Ed. by G. H. BOWERS. New York: Academic Press. Vol. 4.
- ROCHON-DAVIGNEAUD (1972): L'oeil et la vision. In: *Traité de Zoologie. Anatomie systematique*. Ed. by GRASSE. Tome XVI, 666—672.
- SEVENSTER, P. (1968): Motivation and Learning in Sticklebacks. In: *The Central Nervous System and Fish Behaviour*. Ed. by D. INGLE. London.
- SIEGEL, S. (1956): *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. London: McGraw-Hill.
- VOSER, M.; NIEVERGELT, B. (1975): Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier. *Z. Jagdwiss.* 21, 197—215.
- WESTOBY, M. (1974): An Analysis of Diet Selection by large Generalists Herbivores. *The American Naturalist* 108, 290—304.

*Anschrift der Verfasserin:* HELEN MÜRI, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Abt. Ethologie und Wildforschung, Birchstraße 95, CH-8050 Zürich